Über die verwandtschaftlichen Beziehungen von Adoxa zu Chrysosplenium und Panax

von

Prof. Dr. O. Drude.

Vor fünf Jahren hatte ich in einer kleinen Untersuchung [1]) über die systematische Stellung unserer wohlbekannten Adoxa Moschatellina meine Ansicht dargelegt, dass diese sich nirgends ganz natürlich anschließende Gattung in Chrysosplenium ihre nächste Verwandte besitze und daher mit ihr als abnorme Gattung dem großen Verwandtschaftskreise der Saxifraginae anzuschließen sei. Ich halte an dieser Ansicht nach wie vor fest, obgleich mir die Schwierigkeiten dabei nicht verborgen geblieben sind und obgleich ich weiß, dass ausgezeichnete Fachgenossen den Platz von Adoxa bei den Caprifoliaceen ebenso festhalten wollen [2]). Um so mehr bin ich bemüht, Dinge, die zur weiteren Klärung dieser Frage beitragen können, selbst herbeizusuchen, und gebe als Grund für die Wichtigkeit, die ich der Sache beimesse, das einleitend am angeführten Ort in der Botanischen Zeitung Gesagte an. Ich nenne auch noch folgenden Grund: die mitteleuropäische Flora, deren wissenschaftlich erhöhte Darstellung mich unausgesetzt interessirt, ist so vielfach behandelt und hat einen so großen Kreis von Naturfreunden um sich, die sie wissenschaftlich behandelt sehen wollen, dass es der Mühe werth erscheint, in den wenigen noch offenen Fragen nach Stellung einzelner Gattungen in ihrem Systeme einen Abschluss herbeizuführen.

Der Inhalt der erwähnten kleinen Untersuchung, die hier in diesen der Systematik und Geographie geweihten Jahrbüchern fortgesetzt werden soll, war kurz der, dass die Zugehörigkeit von Adoxa zu den Caprifoliaceen abgewiesen werden sollte. Unter Annahme der von Eichler [3]) angewendeten Deutung, dass der zweiblättrige »Kelch« der Endblüte ein

1) Botanische Zeitung 1879 Nr. 42, p. 665—672 und Taf. VIII A.

2) Dagegen hat Prantl in der soeben erschienenen Excursionsflora für das Königreich Bayern (p. 297) sich der Stellung von Adoxa neben Chrysosplenium angeschlossen.

3) Blütendiagramme I, 269—274.

aus zwei Vorblättern gebildetes Involucrum sei, und dass folgerichtig der dreiblättrige »Kelch« der pentameren Seitenblüten ein aus einem größeren Deckblatt und zwei kleineren, schräg seitlich stehenden Vorblättern entstandenes Involucrum sei, betrachte ich dann die »Corolle« der früheren Autoren[1]) und EICHLER's selbst (a. a. O.) als Perigon und erkläre die Corolle für abortirt. Die Staminen aber (scheinbar 8 in der tetrameren Endblüte, und scheinbar 10 in den seitlichen pentameren Blüten, die in Wirklichkeit seit lange als 4 und 5 bis auf ihren Ursprung im Blütendiscus gespaltene erkannt sind), stehen mit den Abschnitten des syntepalen Perigons in regelmäßiger Alternanz. — Es wird dann versucht zu zeigen, dass Chrysosplenium diejenige Gattung sei, welche durch ihre Inflorescenz und Blüten-Organisation diese Auffassung rechtfertigt und somit Adoxa zu den Saxifraginen herüberbringt.

Es möchte vielleicht den Fachgenossen, welche für die Förderung des natürlichen Systems emsig bemüht sind und zugleich auch die Wandlungen gern verfolgen, welche die systematische Stellung der einen oder anderen disharmonischen Gattung bei den Heroën unserer Disciplin erfahren hat, nicht uninteressant sein zu erfahren, was auch ich erst nach der Abfassung jener kleinen Untersuchung im Jahre 1879 erfahren habe, dass, wenn diese Stellung von Adoxa bei Chrysosplenium sich bewähren sollte, die Gattung den ihr im ersten berühmten natürlichen System zugewiesenen Platz wieder erhalten hat. In ANTOINE LAURENT DE JUSSIEU's »Genera plantarum secundum Ordines naturales disposita«[2]) steht nämlich Adoxa unter Chrysosplenium, beide zusammen allein die zweite Abtheilung der Saxifragae mit dem Charakter »Fructus inferus, capsularis aut baccatus« bildend, und zwar ist damals schon der Grund dafür die Blütenauffassung gewesen, welche auch ich angenommen habe ohne zu wissen, dass sie schon von JUSSIEU herrühre[3]); denn letzterer formulirt den Gattungscharakter von Adoxa folgendermaßen: »Calyx superus (corolla L.) 4—5-fidus, basi extus 2-squamosus (calyx L.) squamis persistentibus. Petala 0. Stamina 8—10 . . . .« etc. Seine Hinzufügung am Schluss der Beschreibung: »Habitus Panacis trifolii« scheint dann später mehr Beachtung gefunden zu haben als seine systematische Anordnung, die ich eigentlich nur voll und ganz wiederhergestellt sehen möchte; ich halte es für passend, wegen verschiedener Abweichungen Chrysosplenium unter den Saxifragaceen als eigene Tribus abzusondern und dieser Adoxa anzuschließen; der Mangel der Corolle würde bei diesen Chrysosplenieen

1) Z. B. MERTENS u. KOCH, Deutschlands Flora III, 65.

2) Edit. Usteri (1791), p. 343.

3) Ich bin durch meine Berufung nach Dresden zur Verwaltung einer mit dem Herbarium verbundenen, von FRIEDRICH AUGUST II. von Sachsen hinterlassenen botanischen Bibliothek gelangt, welche reich an systematischen Werken alter und neuerer Zeit ist, so dass derartige Studien gegenwärtig für mich sehr bequem gemacht sind.

einen der Charaktere bilden und hierin würden nur Rodgersia und Astilbe, letztere Gattung nur zum Theil, einen Übergang zu Tiarella, Heuchera etc. hin bewirken. Das in fleischigen Discus ganz eingesenkte Germen inferum würde den anderen Charakter bilden; während aber Chrysosplenium sich in dessen innerer Structur an Ribes anschließt und, wie mir scheint, unter den echten Saxifrageen außerdem in Heuchera noch ein Analogon bezüglich der Placentation findet, schließt sich Adoxa, wie alsbald weiter ausgeführt werden soll, den Araliaceen hinsichtlich seines Gynöceums an.

Ich komme hier aber zunächst noch auf die eine besondere, im Andröceum liegende Schwierigkeit, Adoxa an Chysosplenium anzureihen, zu sprechen, da ich dieselbe 1879 nur kurz angedeutet habe. Diese Verschiedenheit erscheint zunächst sehr tiefgreifend: Chrysosplenium ist bekanntlich nach der Formel $P\widehat{4}$ $A 4 + 4$ $G(\overline{2})$ gebaut[1], Adoxa nach der Formel $\widehat{P} 4$ $A 4^2$ $G(\overline{4})$ in der Endblüte. Da die Kreise P, A und G bei Adoxa in regelmäßiger Alternanz stehen, so würde ihr Anschluss an Chrysosplenium gemäß der nächstliegenden Auffassung erleichtert, wenn bei Chrysosplenium der mit dem Perigon alternirende Staminalcyclus, und nicht der opponirte, der äußere wäre und demgemäß zuerst seine Antheren öffnete; Adoxa würde dann diesen äußern Staminalcyclus allein entwickelt haben. Das ist aber nach meinen, Eichler's Darstellung in der genannten Figur vollständig entsprechenden Beobachtungen an Chrysosplenium oppositifolium und alternifolium nicht der Fall, sondern deren Perigonblüten sind obdiplostemonisch und es öffnen sich also die den Perigonzipfeln opponirten Staminen zuerst[2]. Es ist also, wenn man Adoxa mit Chrysosplenium vergleicht, in Adoxa derjenige Staminalcyclus zur alleinigen Entwickelung gelangt, der in Chrysosplenium deutlich der schwächste ist (im Schema der Anmerkung der mit 3. 3. 3. 3. bezeichnete Kreis). Diese Erscheinung schien mir früher nicht günstig, und doch scheint sie mir jetzt den Regeln des Verwandtschaftskreises angemessen. Die Crassulaceen nämlich, welche als — wie ich denke unzweifelhafte — Verwandte der Saxifragaceen ein Recht haben,

---

1) Vergl. z. B. die Fig. 170*E* in Eichler's Blütendiagrammen, II. 421.

2) Genau dargelegt sind die Verhältnisse folgende: Die zwei median stehenden Perigonzipfel a, a sind die äußeren, die zwei seitlichen b, b von diesen bedeckt; die Staminen öffnen sich nun in der durch das beigefügte Schema erläuterten Reihenfolge, zuerst die beiden median-opponirten 1. 1., dann die lateral-opponirten 2. 2., und zuletzt die 4 mit den Perigonzipfeln alternirenden 3. 3. 3. 3. gleichzeitig; die Stigmen (im Schema durch zwei Punkte angedeutet) stehen wiederum in der Medianlinie der Blume, die Placenten dagegen in der durch b. 2. 2. b. gelegten Laterallinie. Es kommt vor, dass die inneren Staminen 3. 3. 3. 3. ganz oder theilweise unterdrückt werden.

```
          a.
        ------
          1.
   |   3.    3.   |
 b.|2.    :     2.|b.
   |   3.    3.   |
          1.
        ------
          a.
```

unsere Ansichten in diesem Falle zu beeinflussen [1]), zeigen ein analoges Verhalten: obgleich die Diplostemonie für sie Regel ist und obgleich also die den Petalen opponirten Staminen als äußere erscheinen und sich zuerst und am kräftigsten entwickeln, so entwickeln sich dennoch die inneren, mit den Petalen alternirenden Staminen in allen den Fällen, wo überhaupt nur ein Staminalcyclus vorhanden ist (z. B. bei Crassula, Tillaea, Rochea). Der einzige Staminalcyclus nimmt also die normale Alternanz-Stellung ein, welche in den mit zwei Staminalcyclen versehenen Blüten desselben Verwandtschaftskreises durch Obdiplostemonie verhüllt ist. Das würde also auch mit Chrysosplenium und Adoxa in gleicher Weise der Fall sein; bei den Saxifrageen finden wir aber an sich schon eine größere Freiheit bezüglich der Stellung eines einzigen Staminalcyclus, da derselbe — wie ich Eichler's Blütendiagrammen a. a. O. entnehme — bei Heuchera zwar mit den Petalen richtig alternirt, aber bei Mitellopsis pentandra den Petalen opponirt ist.

Nun genug von diesem Vergleiche mit Chrysosplenium; ich bedauere nur, bisher Ch. nudicaule aus Centralasien (von Alatau und Thian-schan bis Altai) noch nicht untersucht haben zu können, da sie nach der Abbildung in Ledebour's Icones ad Floram ross. inprimis Altaicam, tab. 405 mit dichtgehäufter Inflorescenz, einer großen endständigen und fast sitzenden seitlichen Blumen, etwas zur Klärung der aufgeworfenen Frage beitragen könnte.

Schon oben bemerkte ich, dass die Bemerkung von Jussieu über Adoxa »habitus Panacis trifolii« eine größere Beachtung gefunden habe als die von ihm der Gattung selbst angewiesene Stellung im System; so wenigstens bei P. de Candolle in »Prodromus . . .« [2]) unter der Bemerkung: »Genus diu cum Saxifrageis confusum huc suadente cl. Jussieu pertinet, ex embryone inverso, fructu baccato indehiscente, stylis 4—5, et habitu ad Panaces herbaceas accedit«, welche Bemerkung von W. J. Hooker [3]) wiederholt und von Torrey und Gray [4]) als Anlass genommen wurde, die Gattung Adoxa der Section Eupanax (= Ginseng Dcsne) anzureihen, welche vornehmlich aus den nordamerikanischen Bürgern Panax trifolium und quinquefolium sowie den chinesisch-himalayischen Arten P. Pseudoginseng [5]) und Ginseng besteht. Da ich bei meiner Untersuchung im Jahre 1879 kein gutes Material dieser Araliaceen zur Verfügung hatte,

---

1) Es würde mir ganz falsch erscheinen, Blütenorganisationen irgend eines fern liegenden Verwandtschaftskreises zum Vergleich heranzuziehen, da alle Charaktere nur für bestimmte Pflanzengruppen allgemeine Gültigkeit haben.

2) Vol. IV, p. 251.

3) Flora bor. amer., I. 272.

4) Fl. North-Amer. I 648.

5) Wallich, Pl. asiat. var. II. 30 t. 137.

so nahm ich die Frage nach der Verwandtschaft von Adoxa mit ihnen um so lieber wieder auf, als ich jüngst bei der Zusammenordnung des Dresdner Herbariums Pflanzen davon vorfand, die mich zusammen mit den Abbildungen über ihren Bau genügend unterrichteten. — Obgleich der Habitus von Panax trifolium so bestechend wirkt, dass man von vornherein geneigt ist, Adoxa dieser Gattung anzureihen, so habe ich doch nur einen einzigen Grund in der inneren Structur gefunden, der für diese Verbindung spräche, und das ist der Bau des »ovulum pendulum inversum micropyle supera« in den Ovarien beider Gattungen. Hier herrscht völlige Übereinstimmung, und ich brauche zum Beweise den geneigten Leser nur zum Vergleich meiner Figur 2 in Bot. Ztg. 1879, Taf. VIII *A* mit der Analyse von Panax simplex Forst. (Auckland und Neu-Seeland) aufzufordern, welche in ausgezeichneter Weise in der Voyage au Pôle Sud et dans l'Océanie de l'Astrolabe & La Zelée[1]) dargestellt ist. Aber das ist auch eigentlich Alles, was im Besonderen dafür spricht; nicht einmal Torrey und Gray kann ich darin beistimmen, dass sie zur Veranschaulichung der Verwandtschaft mit der Section Eupanax = Ginseng Dcsne., welche knollige Wurzelverdickungen hat, auch Adoxa eine solche »knollige Wurzel« zuschreiben; denn ich finde den von Wydler beschriebenen Aufbau des Rhizoms dem von Chrysosplenium sehr viel ähnlicher und nur die Niederblätter etwas fleischig geschwollen. Nach den trocknen Exemplaren zu urtheilen scheint übrigens zwischen Adoxa und Panax trifolium eine ebensogroße anatomische Übereinstimmung zu bestehen als zwischen Adoxa und Chrysosplenium; nachdem jüngst van Tieghem eine anatomische Untersuchung von Adoxa[2]) geliefert hat, die mir bisher noch nicht zu Gebote stand, würde dies genauer festzustellen sein.

Einzelne Analogien der Blüten von Panax trifolium und Adoxa ließen sich noch erwähnen, ohne dass ihnen große Bedeutung zukäme; die polygamisch-diöcischen Blüten der ersteren entwickeln, falls männliche Sexualität allein ausgebildet ist, einen hohen Kelchtubus mit außerordentlich schwachen Zähnen, in dessen Grunde das säulenförmige Rudiment des Gynöceums steht: man könnte darin einen Anklang an das syntepale Perigon von Adoxa finden; ferner sollen den amerikanischen Autoren zufolge die Petalen an den Blüten mit weiblicher Sexualität zuweilen fehlen: dies würde einen etwas wichtigeren Anklang für Adoxa liefern.

Übrigens sind ja nach der übereinstimmenden Meinung der Systematiker die Umbellifloren und Saxifraginen verwandte Gruppen und es ist mithin an sich eine Verwandtschaft der Araliaceen mit den Chrysosplenieen, wenn ich denselben Adoxa zugeselle, nicht in Abrede zu stellen. So fasste auch Grisebach, als ich ihm kurz vor seinem Tode meine

---

1) Phanérogames, Planche 30 *B*.

2) Bulletin de la Soc. bot. de France, 1880 (XXVII), Compt. rendus d. séances Nr. 5.

Studien und Ansichten über Adoxa mittheilte, das Endresultat auf, dass sich Adoxa zwischen Chrysosplenium und Panax als verbindendes Glied einschalte, an letzteres sich anschließend durch seine Ovarien. Und wenn ich auch meine frühere Meinung von dem Anschluss der Gattung Adoxa zunächst an Chrysosplenium festhalte, so erscheinen mir doch auch die Beziehungen zu Panax wichtig.

Es mag mir erlaubt sein, einige hypothetische Bemerkungen bezüglich dieses Falles hier hinzuzufügen, weil die Zeit wohl nicht mehr fern ist, wo die Resultate der Organographie und Pflanzengeographie zusammenwirken müssen auf Bilder, die wir als Systematiker uns von der Entwickelung der natürlichen Ordnungen zu entwerfen haben. Dahin soll auch das hier Folgende gehören: Ich halte die circumpolar verbreiteten Gattungen und Arten der nördlichen Florengebiete für Bildungen verhältnissmäßig jungen Alters, in ihrer Entstehung aus älter bestehenden Formen durch die den Glacialperioden vorangehenden oder sie begleitenden Umwälzungen veranlasst. Zu diesen circumpolar-borealen Gattungen gehört sowohl Chrysosplenium als Adoxa; beide verlassen das Gebiet der Wälder in Europa, Sibirien und Canada im Ganzen nicht, gehen aber südwärts auch nicht über den Bereich der borealen Wälder hinaus. In den Gebirgen von Colorado, im Tarbagatai und auf den Waldgebirgen Süd-Europas liegen die Südgrenzen von Adoxa in der Alten und Neuen Welt; ebenso die von Chrysosplenium, von welcher Gattung eine Art (Ch. nepalense) noch bis zum Himalaya vorgedrungen ist, zwei Arten allerdings auch noch in den Hochanden Chiles vorkommen (Ch. macranthum und valdivicum); der letztere Fall dürfte ebenso zu behandeln sein wie das Vorkommen von Saxifragen von Chile bis Patagonien, und anderer borealer Gattungen im antarktischen Süden[1]). — Diese, als verhältnissmäßig jung entwickelte Gattungen, müssen irgendwelche Ursprungsformen in älteren Erdperioden haben, welche entweder ausgestorben oder noch in den subtropischen oder tropischen Floren der Gegenwart lebend sein werden. Eine solche ältere, noch jetzt tropisch und subtropisch weit verbreitete, aber die borealen Länder kaum berührende Ordnung ist nun die der Araliaceen, welche in den Glacialperioden wohl zur Entstehung neuer Formen hat Veranlassung geben können. Wenn es möglich ist, durch verwandtschaftliche Beziehungen eine gewisse sehr lückenhafte Stufenleiter, wie Panax-Adoxa-Chrysosplenium, herzustellen, so muss das von Einfluss auf unsere Gedanken über die Entstehung der neugebildeten borealen Gattungen und Ordnungen sein, welche im Vollbesitz günstiger Eigenschaften sich zu so großem Formenreichtum entwickelt oder eine so große Ausbreitung in den nördlichen Erdtheilen erlangt haben. Doch

---

1) Vergleiche Engler, Entwicklungsgesch. d. extratropischen Florengebiete, Cap. 10, (»Versuch . . .« etc., II, 256).

möchte ich nicht blind Hypothesen aufbauen, sondern schließe dies Gesagte wie Axel Blytt seine Darlegung der Besiedelung Norwegens in abwechselnd feuchten und trocknen Perioden mit einem »a posse ad esse non valet consequentia«.

Meine Meinung über die systematische Stellung von Adoxa aber fasse ich in Folgendem zusammen:

Saxifragaceae (sensu stricto).

Tribus: Chrysosplenieae. Flores bracteati bracteis saepe in involucellum connatis. Perigonium 4—5-fidum, persistens vel caducum. Stamina perigonio inserta epigyna. Germen inferum disco immersum, in capsulam carnosam vel baccam excrescens. (Cfr. Jussieu, Gen. pl. sec. ord. nat. disp. p. 343). — (Patria: Florae imperium boreale, austrum versus in montibus extensa.)

Genera: Chrysosplenium: Perigonium persistens, 2 + 2-tepalum quadrifidum. Stamina 4 + 4, exteriora tepalis opposita. Germen ex ovariis 2 uniloculare, placentis (cum stylis alternis) parietalibus multiovulatis; capsula carnosa polysperma.

(G. anomalum:) Adoxa: Perigonium cum androeceo caducum tepalis 4—5 inter se alte connatis. Stamina 4—5 ex origine bipartita cum perigonio alternantia. Germen ex ovariis 4—5 quadri- (5-)loculare ovulis singulis inversis pendulis; bacca oligosperma.